



Evolution de la spécificité des relations entre les bruches et leurs plantes-hôtes en relation avec leur capacité à devenir des ravageurs des denrées stockées

Gael Kergoat

► To cite this version:

Gael Kergoat. Evolution de la spécificité des relations entre les bruches et leurs plantes-hôtes en relation avec leur capacité à devenir des ravageurs des denrées stockées. Insectes ravageurs des graines de légumineuses, Editions Quae, 2011, Collection Update sciences & technologies, 978-2-7592-1659-8. hal-01190455

HAL Id: hal-01190455

<https://hal.science/hal-01190455>

Submitted on 1 Sep 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Titre : Evolution de la spécificité des relations entre les bruches et leurs plantes-hôtes en relation avec leur capacité à devenir des ravageurs des denrées stockées.

Gaël J. Kergoat, INRA – UMR CBGP (INRA, IRD, CIRAD, Montpellier SupAgro), Campus de Baillarguet, CS 30016, 34988, Montferrier-sur-Lez, France.

E-mail: kergoat@supagro.inra.fr

1. Contexte général

Avec près de 1300 espèces (Borowiec, 1987), les bruches constituent un groupe assez peu diversifié au regard des 135000 espèces connues de coléoptères phytophages (Lawrence, 1982). Depuis le milieu du 19^{ème} siècle, ce groupe d'insecte a été traditionnellement considéré comme constituant une famille à part entière (Coleoptera : Bruchidae). Un tournant important eu lieu vers la fin des années 1990, période où la question du rang taxonomique du groupe fit l'objet d'un débat intense entre systématiciens (Kingsolver, 1995; Reid, 1996; Verma & Saxena, 1996; Duckett, 1997; Lingafelter & Pakaluk, 1997; Schmitt, 1998), en particulier en raison de l'apparentement supposé des Sagrinae (Chrysomelidae) avec les Bruchidae (Borowiec, 1987; Reid, 1995; Silvain & Delobel, 1998). Par la suite, un nombre croissant d'études moléculaires (e.g. Duckett et al., 2003; Farrell & Sequeira, 2004; Gomez-Zurita et al., 2007) vinrent soutenir cette hypothèse et mirent en évidence une position phylogénétique relativement dérivée des bruches au sein de représentants de la famille des Chrysomelidae. En conséquence, et en accord avec les principes utilisés dans les classifications modernes (Lecointre & Le Guyader, 2001), la plupart des études récentes portant sur le groupe traitent

dorénavant les bruches comme une sous-famille de Chrysomelidae (Coleoptera : Chrysomelidae : Bruchinae). Bien que cette question du rang taxonomique à accorder aux bruches puisse sembler triviale aux yeux du non-spécialiste, elle demeure néanmoins fondamentale pour quiconque souhaite effectuer des recherches bibliographiques sur le groupe.

Malgré leur importance numérique toute relative, la biologie des bruches est assez bien connue (Southgate, 1979; Borowiec, 1987). Ils ont la particularité d'être strictement séminivores (à l'exception d'une espèce : *Bruchidius cinerascens*; Delobel & Delobel, 2003) : généralement le développement larvaire se déroule à l'intérieur d'une seule et même graine (Kingsolver, 1979; Johnson, 1981a). Cependant chez certaines espèces (e.g. *Acanthoscelides obtectus*) il peut avoir plusieurs larves par graine; la réciproque est aussi possible et les larves de certaines espèces peuvent utiliser plusieurs graines pour leur développement (Kingsolver, 1979; Delobel & Delobel, 2006). La plupart des espèces de bruches sont oligophages ou monophages (Southgate, 1979; Johnson, 1981a; Borowiec, 1987) ce qui se traduit par un spectre d'hôte restreint et limité à un nombre réduit de plantes qui sont le plus souvent apparentées (i.e. appartenant à un même genre ou à une même tribu botanique). Plus de 80% des espèces de Bruchinae ont pour plantes-hôtes des plantes de la famille des légumineuses (Johnson, 1981a; Borowiec, 1987); cependant elles sont connues pour pouvoir se développer sur des plantes appartenant à plus de 30 familles botaniques différentes (Johnson, 1981a; Borowiec, 1987). Il est intéressant de noter que l'on peut déterminer avec précision leur spectre d'hôte en collectant et identifiant des graines sur le terrain et en surveillant dans un second temps l'émergence des adultes (Johnson, 1981a). En raison de leur forte spécialisation et de la bonne connaissance que l'on peut avoir de leur régime alimentaire, les bruches constituent un modèle intéressant pour étudier l'évolution des relations plantes-insectes

(Jermy & Szentesi, 2003; Kergoat, 2004; Morse & Farrell, 2005). Ainsi, peu de temps après la parution des travaux pionniers d'Ehrlich & Raven (1964) sur la coévolution entre les insectes et leurs plantes-hôtes, les bruches servirent de groupe modèle pour étudier cette hypothèse dans de nombreuses études (e.g. Janzen, 1969; Center & Johnson, 1974; Janzen et al., 1977; Johnson, 1990). Par ailleurs, les bruches ont fait l'objet d'un nombre important d'études en écologie (e.g. Johnson, 1981c; Johnson & Siemens, 1991; Siemens et al., 1991; Johnson & Siemens, 1996), où il a été mis en évidence l'existence de guildes qui diffèrent par leurs préférences pour le substrat d'oviposition (Johnson, 1981b). Certaines espèces préfèrent ainsi déposer leurs œufs sur la surface des gousses, d'autres pondent préférentiellement sur les graines au sein de gousses déhiscentes et un dernier groupe pond préférentiellement sur des graines matures qui sont tombées à même le sol (Johnson, 1981b). C'est dans ce dernier groupe que l'on retrouve la plupart des espèces qui s'attaquent aux denrées stockées (Delobel & Tran, 1993).

Parmi les espèces polyvoltines, certaines sont faciles à élever au laboratoire (en particulier au sein du genre *Callosobruchus*) car elle se reproduisent de façon continue. Elles sont utilisées comme modèles biologiques pour des études portant par exemple sur la sélection sexuelle (Rönn et al., 2007; Hotzy et al., 2009), l'évolution de l'adaptation (Huignard et al., 1996; Teixeira & Zucoloto, 2003; Fricke & Arnqvist, 2007), ou la résistance aux composés toxiques (Bleiler & Rosenthal, 1988; Gatehouse et al., 1990; Rosenthal, 1990; Sales et al., 2005; Macedo et al., 2006).

Enfin, une vingtaine d'espèces de bruches sont économiquement nuisibles car elles s'attaquent à des graines de légumineuses cultivées (Southgate, 1979; Delobel & Tran, 1993). Plusieurs espèces du genre *Bruchus* s'attaquent ainsi aux cultures de fève (*Vicia faba*), de

lentille (*Lens culinaris*) et de pois (*Pisum sativum*) en occasionnant principalement des dégâts au champ. Les cultures de haricot (et plus particulièrement le haricot commun *Phaseolus vulgaris*) sont quant à elles préférentiellement attaquées par *Acanthoscelides obtectus* et *Zabrotes subfasciatus*. Les dégâts qui en résultent peuvent avoir lieu au champ, mais les plus importants ont lieu dans des greniers de stockage. En effet, les bruches sont parmi les rares insectes capables de s'attaquer aux stocks de graines de légumineuses (Delobel & Tran, 1993), et certaines espèces polyvoltines peuvent y causer des dégâts très importants car elles sont capables de s'y reproduire de façon continue (Singh & Singh, 1990). C'est en particulier le cas de *Caryedon serratus*, qui s'attaque à l'arachide (*Arachis hypogaea*), et de plusieurs espèces du genre *Callosobruchus* qui s'attaquent au niébé (*Vigna unguiculata*), au pois bambara (*Vigna subterranea*) ou au pois d'Angole (*Cajanus cajan*). En plus des dégâts que ces espèces occasionnent aux cultures et denrées stockées, certaines espèces de bruches sont aussi considérées comme nuisibles car elles peuvent limiter la régénération de certains arbres et arbustes (acacias en particulier) dans des régions menacées par la désertification (Southgate, 1979). Dans ce cadre, il importe de mieux comprendre les facteurs qui vont prédisposer certaines espèces de bruches à devenir des ravageurs des cultures. C'est d'autant plus important si l'on considère le contexte actuel qui voit émerger de nouveaux ravageurs en raison d'une intensification des échanges commerciaux et de l'introduction de plantes cultivées en dehors de leur aire d'origine.

2. Apport des études phylogénétiques dans la compréhension de l'évolution des patrons d'associations des bruches et de leur plantes-hôtes.

Il est vraisemblable que la radiation évolutive des différents groupes de Bruchinae a été facilitée, ou au contraire limitée, par la plus ou moins grande capacité de chacun de ces

groupes à contourner les défenses des plantes (Janzen 1969; Center & Johnson, 1974; Johnson, 1990; Rosenthal, 1990; Siemens et al., 1991). Comme dans d'autres groupes d'insectes phytophages (Jaenike 1990; Farrell et al., 1991; Becerra 1997; Marvaldi et al., 2002), cette nécessaire adaptation aux particularités de la ressource alimentaire a probablement constitué pour les Bruchinae une contrainte évolutive majeure conduisant certaines lignées à s'associer de manière très stricte à certaines familles, genres ou espèces botaniques aux dépens d'une exploitation plus large des ressources théoriquement disponibles. Afin de tester cette hypothèse, il est nécessaire de disposer d'un cadre historique (phylogénétique) pour l'échantillonnage le plus représentatif possible de la diversité du groupe et de ses associations. Actuellement plus de 200 espèces de Bruchinae ont fait l'objet d'études phylogénétiques et ont été séquencées pour différents marqueurs moléculaires, mitochondriaux ou nucléaires (Kergoat et al., 2008). Ce nombre est en constante progression en relation avec des études récentes (Kato et al., 2010) ou à venir (Kergoat et al., en prep.).

La première étude phylogénétique portant sur les bruches s'intéressa à 16 espèces ouest africaines du genre *Caryedon* (Silvain & Delobel, 1998). Cette étude mit en évidence la parenté phylogénétique d'espèces associées à des plantes-hôtes apparentées (respectivement des Caesalpinioideae, Mimosoideae et Combretaceae), et l'existence de changement d'hôtes indépendants chez les espèces actuellement associées aux Combretaceae. Les études qui suivirent (voir Kergoat et al., 2008 pour une synthèse) mirent en évidence deux grandes tendances évolutives.

La première est que l'on observe des patrons d'associations très conservés au cours du temps entre les bruches et leurs plantes-hôtes. Les reconstructions phylogénétiques indiquent qu'au cours de leur diversification, les lignées évolutives de bruches se spécialisent

durablement sur des plantes-hôtes apparentées appartenant à une même famille ou une même tribu botanique (voir Figure 1). Ces associations ne sont pas exclusives ; ainsi il n'est pas rare de voir un même groupe de plante attaqué par des lignées évolutives de bruches bien distinctes (Kergoat et al., 2005a; Delobel & Delobel, 2006). Par exemple, on ne dénombre pas moins de sept genres distincts de bruches qui se développent dans des graines d'acacias (Borowiec, 1987; Kergoat et al., 2007b). Dans certains genres, le conservatisme des associations est très marqué, à l'instar de ce que l'on observe dans le genre *Bruchus* où l'on a pu mettre en évidence l'extrême spécialisation de certains groupes d'espèces qui vont se nourrir préférentiellement sur des genres (voir même des sous-genres) botaniques de Viciaeae (Kergoat et al., 2007a).

La seconde tendance évolutive qui se dégage des analyses phylogénétiques est que ce patron de conservatisme taxonomique des associations plantes insectes n'est pas statique : bien que des clades entiers puissent rester associés à un même groupe de plantes pendant plusieurs dizaines de millions d'années, au cours de leur diversification, certaines lignées de bruches peuvent changer leurs préférences alimentaires. Ainsi dans de nombreux groupes, on observe des changements d'hôtes notables, avec la colonisation de tribus voir de familles botaniques différentes (Kergoat et al., 2004; Morse & Farrell, 2005; Kergoat et al., 2005a, 2005b; Delobel & Delobel, 2006; Kergoat et al., 2007b). De façon intéressante, il apparaît que cette adaptation à un nouveau groupe de plante hôte s'accompagne presque systématiquement de l'abandon du groupe de plante hôte ancestral pour le clade qui se diversifie sur un nouveau groupe de plantes-hôtes. Il n'y a donc pas d'évolution vers un élargissement du spectre d'hôte chez les Bruchinae. La mise en évidence de ces changements d'hôtes indique également qu'une spécialisation marquée sur des groupes de plantes-hôtes spécifiques ne constitue pas

nécessairement un cul-de-sac évolutif pour les bruches, à l'instar de ce qui a été observé pour d'autres groupes d'insectes phytophages (Termonia et al., 2001; Wahlberg 2001).

L'analyse de ces patrons phylogénétiques supporte l'hypothèse selon laquelle l'évolution des Bruchinae est soumise à d'importantes contraintes. En première lecture, il est tentant de faire l'hypothèse que le degré d'apparentement entre plantes hôtes constitue la contrainte qui explique le mieux les patrons d'associations actuellement observée. Il est en effet probable de supposer que les femelles pondent préférentiellement sur des plantes qui présentent des composés chimiques de surfaces similaires (Visser, 1986) ; comme des plantes apparentées partagent généralement des composés similaires (Bernays & Chapman, 1994), il s'ensuit donc que la gamme d'hôte potentielle pour une espèce (ou un groupe d'espèces) va correspondre à un groupe de plantes apparentées. Bien que cette hypothèse soit congruente avec les patrons observés, il faut garder à l'esprit les résultats de nombreuses études écologiques et comportementales (Johnson, 1981c, 1988; Johnson & Siemens, 1991; Siemens et al., 1991; Delobel et al., 1995, 2000) qui ont révélé l'existence d'une certaine plasticité dans le choix du site d'oviposition chez les Bruchinae. Que ce soit au laboratoire ou dans le milieu naturel, on a pu ainsi observer de nombreux cas de pontes sur des plantes n'appartenant pas aux spectres d'hôtes habituels des espèces étudiées, voir même des pontes sur des substrats complètement inappropriés comme des pierres (Delobel et al., 2000). Dans la quasi-totalité des cas étudiés, les larves n'achèvent pas leur développement post-embryonnaire et dépérissent à des stades plus ou moins avancés de leur développement (Johnson, 1981c; Delobel et al., 2000). Cependant dans certains cas (y compris dans le milieu naturel), les larves arrivent au terme de leur développement ce qui laisse penser que ces « erreurs de pontes » jouent vraisemblablement un rôle important dans la dynamique des changements d'hôtes observés chez les Bruchinae (Johnson & Siemens, 1991).

Les forts taux de mortalité larvaire observés dans des études où l'on fait pondre des femelles sur des plantes n'appartenant pas à leur spectre d'hôte habituel s'expliquent principalement par la très grande diversité des composés secondaires toxiques des graines (Janzen et al., 1977; Janzen, 1981; Birch et al., 1986; Gatehouse et al., 1990; Rosenthal, 1990). Une espèce de bruche donnée présente un certain nombre d'adaptations qui lui permettent de détoxifier les composés secondaires toxiques de ses plantes-hôtes, à l'instar des espèces qui détoxifier l'acide aminé non protéique *L*-Canavanine (Bleiler & Rosenthal, 1988). Étant donné que des plantes apparentées possèdent souvent des composés secondaires toxiques identiques (voir Bisby et al., 1994 pour les légumineuses), on peut donc faire l'hypothèse que les patrons d'associations plantes insectes chez les bruches sont également contraints par la nature des composés secondaires toxiques des graines. On rejoint ici le patron évolutif dit de « spécialisation chimique » qui a été proposé pour décrire l'évolution de certains groupes d'insectes phytophages qui se diversifient sur des plantes hôtes des plantes phylogénétiquement non apparentées mais chimiquement similaires (Becerra, 1997; Garin et al., 1999; Termonia et al., 2001; Swigonova & Kjer, 2004). Pour certains groupes de bruches (ex. groupe *rubicundus* du genre *Bruchidius*), des analyses phylogénétiques ont pu mettre en évidence un patron évolutif comparable où la nature des composés secondaires toxiques explique mieux le patron d'association plantes insectes (Kergoat et al., 2005b). Cependant, cette observation est loin d'être généralisable ; par exemple si l'on considère le cas des lignées évolutives de bruches qui se développent dans des graines riches en *L*-Canavanine, on peut observer que des espèces d'une même lignée évolutive se diversifient exclusivement sur des plantes proches phylogénétiquement et qu'à aucun moment elles se développent sur des plantes non apparentées mais possédant de la *L*-Canavanine (Kergoat et al., 2005a).

Le conservatisme du patron d'association plantes insectes chez les bruches est donc vraisemblablement à la fois imputable au degré de parenté phylogénétique des plantes hôtes mais aussi à la nature des composés secondaires toxiques des graines. La réalité est très certainement plus complexe comme l'indiquent des études phylogénétiques récentes (Morse & Farrell, 2005; Tuda et al., 2006; Kato et al., 2010) qui ont mis en évidence l'influence de la nature du substrat d'oviposition dans la diversification de certains genres. Pour les genres *Mimosestes* et *Stator*, l'on va retrouver des espèces de bruches phylogénétiquement proches au sein d'une même guildes d'oviposition (Morse & Farrell, 2005; Kato et al., 2010). Dans le cas du genre *Callosobruchus*, il a pu être mis en évidence un patron un peu similaire où l'on a un clade qui s'est spécialisé sur des graines sèches de Phaseoleae (Légumineuses) alors que qu'un autre se développe préférentiellement sur des jeunes graines vertes (Tuda et al., 2006).

En résumé, toutes ces études suggèrent que le fort niveau de spécialisation et le conservatisme du patron d'association plantes insectes chez les bruches ont pour principales causes : (1) le comportement de choix de l'hôte, qui semble dicté à la fois par la chimie des plantes (et donc leur proximité phylogénétique) et par la nature du substrat d'oviposition; (2) la capacité de développement post-embryonnaire des larves, laquelle est surtout conditionnée par leur capacité à contourner les défenses physiques et chimiques des graines.

3. Facteurs pouvant expliquer le statut de ravageurs des denrées stockées de certaines espèces.

À partir des nombreuses études qui ont été conduites sur les Bruchinae il est possible de dresser une liste de facteurs qui vont prédisposer certaines espèces à devenir des ravageurs des denrées stockées.

On peut distinguer tout d'abord certaines caractéristiques physiologiques, comme la tolérance à un climat semi-aride ou aride ou le fait d'avoir un cycle de vie de type polyvoltin. Ces deux attributs sont importants étant donné que les greniers de stockage constituent un milieu particulièrement sec où la ressource alimentaire est généralement disponible de façon continue.

Des prédispositions comportementales peuvent également jouer un rôle très important : ainsi des espèces pondant préférentiellement sur des graines matures et sèches ou sur des graines dispersées au sol (par opposition à celles pondant sur des jeunes gousses ou dans des gousses déhiscentes) seront également mieux prédisposées à devenir des ravageurs des denrées stockées (Delobel & Tran, 1993; Tuda et al., 2006). Il a été également montré que certaines variétés de plantes cultivées, dont les graines sont plus rugueuses ou présentent une cuticule plissée, sont plus résistantes aux infestations car moins attractives pour des femelles gravides (Delobel & Tran, 1993). Il faut aussi prendre en compte le fait que les greniers à grain constituent des milieux artificiels, ce qui peut influencer sur le comportement de ponte de femelles en les conduisant à pondre sur des hôtes qui sortent du spectre d'hôte habituel de l'espèce. Par exemple, plusieurs espèces de bruches (*Acanthoscelides obtectus*, *Bruchidius* spp., *Callosobruchus* spp.) infestent régulièrement des stocks de pois chiches (*Cicer arietinum*) ou de soja (*Glycine max*) (Delobel & Tran, 1993; Teixeira & Zucoloto, 2003) alors que ces plantes ne correspondent pas à leur spectre d'hôte habituel en milieu naturel. C'est également le cas de la bruche de l'arachide (*Caryedon serratus*) qui se développe en milieu naturel sur des plantes appartenant à une autre sous-famille de légumineuses (Caesalpinioideae). Dans leur milieu naturel, les gousses d'arachide sont protégées d'un nombre important de prédateurs potentiels car elles sont hypogées alors qu'elles se retrouvent

exposées dans les greniers de stockage. Il est donc vraisemblable que l'adaptation de *Caryedon serratus* à cette nouvelle ressource a été favorisée à la fois par l'exposition des graines à l'air libre et le fait que les graines d'arachide ne possèdent pas de défenses chimiques notables (Bisby et al., 1994).

La capacité de développement post-embryonnaire des larves constitue également un facteur fondamental. Bien que certaines études ont pu mettre en évidence une certaine plasticité dans les voies métaboliques impliquées dans la détoxification des composés secondaires toxiques des graines (Oliveira et al., 2002), la très grande diversité des composés secondaires toxiques demeure une contrainte importante qui impose un fort niveau de spécialisation (Gatehouse et al., 1990). Ainsi, même si phylogénétiquement les plantes du genre *Phaseolus* et *Vigna* appartiennent à la même sous-tribu botanique (Phaseolineae), l'espèce *Callosobruchus maculatus* qui se développe sur *Vigna* spp. n'est pas à même de se développer dans des graines du genre *Phaseolus*; réciproquement, l'espèce *Zabrotes subfasciatus*, qui se développe sur *Phaseolus* spp. aura le plus grand mal à se développer dans des graines du genre *Vigna* (Gatehouse et al., 1990; Teixeira & Zucoloto, 2003). L'existence d'une possible hétérogénéité dans le degré de toxicité des graines est également à prendre en compte en raison du fait qu'il existe de nombreuses variétés cultivées qui sont moins toxiques que les souches sauvages, comme cela a été démontré lors d'une étude portant sur le haricot (*Phaseolus vulgaris*) (Schoonhoven et al., 1983). Enfin, des variations dans l'épaisseur de la cuticule ou du tégument des graines peuvent faciliter ou non la pénétration de la larve néonate dans la graine ; aussi des variétés à cuticule à épaisse sont généralement plus résistantes aux infestations (Delobel & Tran, 1993).

L'exposé de ces facteurs suggère qu'un nombre limité d'espèces de bruches est prédisposé à devenir des ravageurs des denrées stockées. On peut ainsi exclure la plupart des espèces appartenant à des groupes inféodés à des milieux tempérés ou humides et présentant une diapause reproductive. Les analyses phylogénétiques indiquent également qu'il est peu vraisemblable de voir émerger de nouveaux ravageurs des stocks dans des groupes connus pour avoir une préférence marquée pour certains substrats d'oviposition (jeunes gousses ou graines vertes) ou pour certains groupes de plantes très spécifiques et éloignées phylogénétiquement de plantes cultivées (cas par exemple de toutes les espèces de bruches associées aux Malvaceae).

Remerciements

Je tiens à remercier plus particulièrement Alex Delobel (MNHN, Paris, France), Bruno Le Rü (IRD/ICRPE Nairobi, Kenya), Jean-François Silvain (IRD, Gif/Yvette, France) et Midori Tuda (Université de Kyushu, Fukuoka, Japon) pour de nombreux échanges constructifs sur le sujet.

Références

- Becerra, J.X., 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276: 253-256.
- Bernays, E.A., Chapman, R.F., 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman and Hall, London, 312 p.
- Bleiler, J.A., Rosenthal, G.A., 1988. Biochemical ecology of canavanine-eating seed predators. *Ecology*, 69, 427-433.
- Bisby, F.A., Buckingham, J., Harborne, J.B., 1994. *Phytochemical dictionary of the Fabaceae. Vol. 1. Plants and their constituents*. Chapman and Hall, London, 1051 p.
- Birch, A.N.E., Fellows, L.E., Evans, S.V., Doherty, K., 1986. *Para*-aminophenylalanine in *Vigna*: possible taxonomic and ecological significance as a seed defence against bruchids. *Phytochemistry*, 25, 2745-2749.
- Borowiec, L., 1987. The genera of seed-beetles (Coleoptera, Bruchidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 57, 3–207.
- Center, T.D., Johnson, C.D., 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera : Bruchidae) and their hosts. *Ecology*, 55, 1096-1103.

Delobel, A., Delobel, B., 2003. Les plantes-hôtes des bruches (Coleoptera, Bruchidae) de la faune de France, une analyse critique. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 72, 199-221.

Delobel, A., Delobel, H., Tran, M., Sembène, M., Han, S.H., 1995. Observations sur les relations trophiques entre les bruches du genre *Caryedon* (Coléoptères, Bruchidae) et leurs plantes hôtes sauvages au Sénégal. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique Noire*, 48, 79-88.

Delobel, A., Tran, M., 1993. *Les Coléoptères des denrées alimentaires entreposées dans les régions chaudes. Faune tropicale XXXII*, Orstom/CTA, Paris, 426 p.

Delobel, A., Tran, M., Sembène, M., 2000. Influence du choix alimentaire sur la fécondité et le développement larvaire des *Caryedon* des Légumineuses (Coleoptera: Bruchidae) au Sénégal. *Annales de la Société Entomologique de France*, 36, 61-73.

Delobel, B., Delobel, A. 2006. Dietary specialization in European species groups of seed beetles (Coleoptera : Bruchidae : Bruchinae). *Oecologia*, 149, 428-443.

Duckett, C.N., 1997. The scientific method and the predictive value of classification. *Chrysomela*, 34, 3-4.

Duckett, C.N., Gillespie, J.J., Kjer, K.M., 2003. Relationships among the subfamilies of Chrysomelidae inferred from small subunit ribosomal DNA and morphology, with special emphasis on the relationship among the flea beetles and the Galerucinae. *In: New*

contributions in Chrysomelidae biology (P. Jolivet, M. Schmitt, J. Santiago-Blay, eds.), SPB Academic Publishing, The Netherlands, 3-18.

Ehrlich, P.R., Raven, P.H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586-608.

Farrell, B.D., Dussourd, D.E., Mitter, C., 1991. Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification? *American Naturalist*, 138: 881-900.

Farrell, B.D., Sequeira, A.S., 2004. Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, 58, 1984-2001.

Fricke, C., Arnqvist, G., 2007. Rapid adaptation to a novel host in a seed-beetle (*Callosobruchus maculatus*): the role of sexual selection. *Evolution*, 61, 440-454.

Garin, C.F., Juan, C., Petitpierre, E., 1999. Mitochondrial DNA phylogeny and the evolution of host-plant use in Palearctic *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae) leaf-beetles. *Journal of Molecular Evolution*, 48, 435-44.

Gatehouse, A.M.R., Minney, B.H., Dobie, P., Hilder, V., 1990. Biochemical resistance to bruchid attack in legume seeds; investigation and exploitation. In: *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (K. Fujii, A.M.R. Gatehouse, C.D. Johnson, R. Mitchel, T. Yoshida, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 241-256.

Gómez-Zurita, J., Hunt, T., Kopliku, F., Vogler, A.P., 2007. Recalibrated tree of leaf beetles (Chrysomelidae) indicates independent diversification on angiosperms and their insect herbivores. *PLoS ONE*, 2, e360.

Hotzy, C., Arnqvist, G., 2009. Sperm competition favors harmful males in seed beetles. *Current Biology*, 19, 404-407.

Huignard, J., Baehr, J.C., Desroches, P., Mandon, N., 1996. Adaptation of a *Callosobruchus maculatus* strain to *Vicia faba*, as its new host plant. *Entomologia Experientia et Applicata*, 80, 156-159.

Huignard, J., Dupont, P., Tran, B., 1990. Coevolutionary relations between bruchids and their host plants. The influence on the physiology of the insects. In: *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (K. Fujii, A.M.R. Gatehouse, C.D. Johnson, R. Mitchel, T. Yoshida, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 171-179.

Jaenike, J., 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 243-273.

Janzen, D.H., 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution*, 23, 1-27.

Janzen, D.H., 1981. The defense of legumes against herbivores. In: *Advances in Legume Systematics* (R.M Polhill, P.H. Raven, eds.), The Royal Botanic Gardens, Kew, 951-977.

Janzen, D.H., Juster, H.B., Bell, E.A., 1977. Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry*, 16, 223-227.

Jermý, T., Szentesi, A., 2003. Evolutionary aspects of host plant specialisation - a study on bruchids (Coleoptera: Bruchidae). *OIKOS*, 101, 196-204.

Johnson, C.D., 1981a. Seed beetle host specificity and the systematics of the Leguminosae. In: *Advances in Legume Systematics* (R.M Polhill, P.H. Raven, eds.), The Royal Botanic Gardens, Kew, 995-1027.

Johnson, C.D., 1981b. Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the Leguminosae. *Environmental Entomology*, 10, 249-253.

Johnson, C.D., 1981c. Host preferences of *Stator* in nonhost seeds. *Environmental Entomology*, 10, 857-863.

Johnson, C.D., 1987. Relationships between *Mimosestes* (Coleoptera) and *Acacia* (Leguminosae): Is there coevolution between these genera? In: *Proceedings of the 6th international symposium on insect-plant relationships* (V. Labeyrie, G. Fabres, D. Lachaise, eds), Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, 347-352.

Johnson, C.D., 1988. The possible beginning of adaptation to a new host by bruchid beetles in Venezuela. *Biotropica*, 20, 80-81.

Johnson, C.D., 1990. Coevolution of Bruchidae and their hosts : evidence, conjecture, and conclusions. In: *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (K. Fujii, A.M.R. Gatehouse, C.D. Johnson, R. Mitchel, T. Yoshida, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 181-188.

Johnson C.D., Siemens D.H., 1991 Expanded oviposition range by a seed beetle in proximity to a normal host. *Environmental Entomology*, 20, 1577-1582.

Johnson, C.D., Siemens, D.H., 1996. Oviposition behavior, guilds, distribution and new host records for the genus *Mimosestes* Bridwell (Coleoptera: Bruchidae) from Colombia, Ecuador, Venezuela and Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 50, 155-160.

Kato, T., Bonet, A., Yoshitake, H., Romero-Napoles, J., Jinbo, U., Shimada, M., 2010. Evolution of host utilization patterns in the seed-beetle genus *Mimosestes* Bridwell (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, sous presse.

Kergoat, G.J. 2004. Le genre *Bruchidius* (Coleoptera, Bruchidae): un modèle pour l'étude des relations évolutives entre les insectes et les plantes, thèse de doctorat, spécialité Diversité du vivant, Paris-VI, 194 p.

Kergoat, G.J., Álvarez, N., Hossaert-McKey, M., Faure, N., Silvain, J.-F. 2005a. Parallels in the evolution of the two largest New and Old World seed-beetle genera (Coleoptera, Bruchidae). *Molecular Ecology*, 14, 4003-4021.

Kergoat, G.J., Delobel, A., Fédère, G., Le Rü, B., Silvain, J.-F. 2005b. Both host-plant phylogeny and chemistry have shaped the African seed-beetle radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 602-611.

Kergoat, G.J., Delobel, A., Le Rü, B., Silvain, J.-F., 2008. Seed-beetles in the age of the molecule: recent advances on systematics and host-plant association patterns. *Researches on Chrysomelidae*, 1, 52-79.

Kergoat, G.J., Delobel, A., Silvain, J.-F., 2004. Phylogeny and host-specificity of European seed beetles (Coleoptera, Bruchidae), new insights from molecular and ecological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 855-865.

Kergoat, G.J., Silvain, J.-F., Buranapanichpan, S., Tuda, M., 2007a. When insects help to resolve plant phylogeny: evidence for a paraphyletic genus *Acacia* from the systematics and host-plant range of their seed-predators. *Zoologica Scripta*, 36, 143-152.

Kergoat, G.J., Silvain, J.-F., Delobel, A., Tuda, M. & Anton, K.-W., 2007b. Defining the limits of taxonomic conservatism in host-plant use for phytophagous insects: molecular systematics and evolution of host-plant associations in the seed-beetle genus *Bruchus* Linnaeus (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 251-269.

Kingsolver, J.M., 1995. On the family Bruchidae. *Chrysomela*, 30, 3.

Lawrence, J.F., 1982. Coleoptera. In: *Synopsis and classification of living organism*, vol. 2 (S.P. Parker, ed), MacGraw-Hill, New-York, 482-553.

Lecointre, G., Le Guyader, H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*, Ed. Belin, Paris, 543 p.

Lingafelter, A., Pakaluk, J., 1997. Comments on the Bruchinae and Chrysomelidae. *Chrysomela*, 33, 3-4.

Macedo, M.L.R., Freire, M.G.M., da Silva, M.B.R., Coelho, L.C.B.B, 2006. Insecticidal action of *Bauhinia monandra* leaf lectin (BmoLL) against *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae), *Zabrotes subfasciatus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 146, 486-498.

Marvaldi, A.E., Sequeira, A.S., O'Brien, C.W., Farrell, B.D., 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification? *Systematic Biology*, 51: 761-785.

Moon, J., Salzman, R.A., Ahn, J.-E., Koiwa, H., Zhu-Salzman, K., 2004. Transcriptional regulation in cowpea bruchid guts during adaptation to a plant defence protease inhibitor. *Insect Molecular Biology*, 13, 283-291.

Morse, G.E., Farrell, B.D., 2005. Ecological and evolutionary diversification of the seed beetle genus *Stator* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Evolution*, 59, 1315-1333.

N'Diaye, S., Labeyrie, V., 1990. Étude de l'adaptation de *Bruchus affinis* à *Lathyrus sylvestris*: analyse de la mortalité avant l'installation des larves dans la graine. *Entomologia Experientia et Applicata*, 55, 195-204.

Oliveira, A.S., Pereira, R.A., Lima, L.M., Morais, A.H.A., Melo, F.R., Franco, O.L., Bloch, C., Grossi-de-Sa, M.F., Sales, M.P., 2002. Activity toward bruchid pest of a Kunitz-type inhibitor from seeds of the Algaroba tree (*Prosopis juliflora* D.C.). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 72, 122-132.

Reid, C.A.M., 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). In: *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers celebrating the 80th birthday of R.A. Crowson*. (J. Pakaluk, S.A. Slipinski, eds.), Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 559-631.

Reid, C.A.M., 1996. More on the family Bruchidae. *Chrysomela*, 31, 3.

Rönn, J., Katvala, M., Arnqvist, G., 2007. Coevolution between harmful male genitalia and female resistance in seed beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 10921-10925.

Rosenthal, G.A., Dahlman, D.L., Janzen, D.H., 1977. Degradation and detoxification of canavanine by a specialized seed predator. *Science*, 196, 658-660.

Rosenthal, G.A., 1990. Biochemical adaptations by the bruchid beetle, *Caryedes brasiliensis*. In: *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (K. Fujii, A.M.R.

Gatehouse, C.D. Johnson, R. Mitchel, T. Yoshida, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 161-169.

Sales, M.P., Andrade, L.B.S., Ary, M.B., Miranda, M.R.A., Teixeira, F.M., Oliveira, A.S., Fernandes, K.V.S, Xavier-Filho, J., 2005. Performance of bean bruchids *Callosobruchus maculatus* and *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) reared on resistant (IT81D-1045) and susceptible (Epace 10) *Vigna unguiculata* seeds: relationships with trypsin inhibitor and vicilin excretion. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 142, 422-426.

Schmitt, M., 1998. Again, bruchid classification. *Chrysomela*, 36, 3-4.

Schoonhoven, A. van, Cardona, C., Valor, J., 1983. Resistance to the bean weevil and the Mexican bean weevil (Coleoptera: Bruchidae) in non-cultivated common bean accessions. *Journal of Economic Entomology*, 76, 1255-1259.

Siemens, D.H., Johnson, C.D., Woodman, R.L., 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology*, 72, 1560-1566.

Silvain, J.-F., Delobel, A., 1998. Phylogeny of West African *Caryedon* (Coleoptera: Bruchidae): congruence between molecular and morphological Data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 533-541.

Singh, B.B., Singh, S.R. 1990. Breeding for bruchid resistance in cowpea. In: *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (K. Fujii, A.M.R. Gatehouse, C.D. Johnson, R. Mitchel, T. Yoshida, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 219-228.

Southgate, B.J., 1979. Biology of the Bruchidae. *Annual Review of Entomology*, 24, 449-473.

Spinola, M., 1843. Dei Prioniti e dei Coleotteri ad essi piu zffini osservazioni. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze de Torino*, 1, 387-418.

Swigonova, Z., Kjer, K.M., 2004. Phylogeny and host-plant association in the leaf-beetle genus *Trirhabda* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32, 358-374.

Teixeira, I.R.V., Zucoloto, F.S., 2003. Seed suitability and oviposition behaviour of wild and selected populations of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera : Bruchidae) on different hosts. *Journal of Stored Products Research*, 39, 131-140.

Termonia, A., Hsiao, T.H., Pasteels, J.M., Milinkovitch, M., 2001. Feeding specialization and host-derived chemical defense in chrysomeline leaf beetles did not lead to an evolutionary dead end. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98, 3909-3914.

Tuda, M., Ronn, J., Buranapanichpan, S., Wasano, N., Arnqvist, G., 2006. Evolutionary diversification of the bean beetle genus *Callosobruchus* (Coleoptera: Bruchidae): traits associated with stored-product pest status. *Molecular Ecology*, 15, 3541-3551.

Verma, K.K., Saxena, R., 1996. The status of Bruchidae as a family. *Chrysomela*, 32, 3.

Visser, J.H., 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 31, 121-144.

Wahlberg, N., 2001. The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in melitaeine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 55, 522-537.

Zhu-Salzman, K., Koiwa, H., Salzman, R.A., Shade, R.E., Ahn, J.-E., 2003. Cowpea bruchid *Callosobruchus maculatus* uses a three-component strategy to overcome a plant defensive cysteine protease inhibitor. *Insect Molecular Biology*, 12, 135-145.

Figure 1.

Cette figure schématise les résultats d'une analyse d'optimisation en parcimonie du caractère plante-hôte sur un arbre phylogénétique tiré de l'étude de Kergoat et al. (2008). Les groupes d'espèces associés de façon préférentielle ou exclusive à des familles ou sous-familles botaniques spécifiques sont mis en évidence par des codes couleurs spécifiques. Cette figure permet de mettre en évidence le conservatisme des associations plantes-insectes chez les bruches.

